Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Sind die Zugstraßen der Vögel die ehemaligen Ausbreitungsstraßen der Arten?

Von

Dr. **Sven Ekman**, Jönköping (Schweden).

Mit 2 Abbildungen im Text.

Einleitung.

In seinem Werk: „Über die Zugstraßen der Vögel" vom Jahr 1876 [1]), welches noch jetzt die bedeutendste Arbeit über dieses Thema ist, hat J. A. Palmén u. A. auch die Ansicht ausgesprochen, daß die Zugstraßen der Vögel von Generation zu Generation vererbt worden sind und daß somit die jetzigen Zugstraßen einer Vogelart über die Entwicklungsgeschichte ihrer geographischen Verbreitung Aufschluß geben können (1876, p. 242. 243. 269. 276 u. a.). Schärfer wurde dieser Satz ein paar Jahre später von Aug. Weismann formuliert: „Wir kommen so zu der sehr bedeutsamen Erkenntnis, dass die heutigen Zugstrassen der Vögel nichts Anderes sind als die uralten Wege, auf denen sie sich gegen Norden hin ausbreiteten." Etwa dieselbe Ansicht ist später in mehreren wissenschaftlichen und populärwissenschaftlichen Werken geäußert worden. Die Hypothese, die ich im folgenden als die Palmén-Weismann'sche bezeichnen will, ist somit bis zu einem gewissen Grade dem allgemeinen ornithologischen

1) Eine schwedisch geschriebene Abhandlung mit etwa demselben Inhalt wurde schon 1874 veröffentlicht.

Wissen einverleibt, und Duncker will in seinem 1905 erschienenen zusammenfassenden Referate über den gegenwärtigen Stand unseres Wissens als sichergestellt betrachten, daß „die Zugstrassen der Vögel im grossen und ganzen die Ausbreitungsstrassen sind". Zweifel an dieser Meinung sind meines Wissens nur von W. Cooke geäußert, teils weil gewisse Vögel im Herbst und im Frühling verschiedene Wege wählen sollen, teils auf Grund der Zugrichtung der nordamerikanischen Art *Protonotaria citrea*, welche quer über den Golf von Mexiko hinweggeht. Dieser Angriff auf die Palmén-Weismann-sche Hypothese veranlaßte L. Stejneger zu einer Kritik der von Cooke beigebrachten Gegenbeweise, in welcher er hervorhebt, daß die genannte Hypothese durchaus nicht als verfehlt angesehen werden kann: nur mag eingeräumt werden, daß sekundäre Verhältnisse die alte Zugrichtung haben verändern können; ursprünglich sei der Zug längs der alten Verbreitungswege der Art gegangen.

Der wichtigste der bis jetzt vorgebrachten Einwände gegen die Hypothese liegt meines Erachtens in dem soeben erwähnten Umstand, daß der Herbstweg und der Frühlingsweg für manche Arten nicht zusammenfallen. Schon Palmén kannte dieses Verhalten, glaubte es aber in Einklang mit seiner Theorie bringen zu können (p. 159—161). Es muß auch zugegeben werden, daß, wenn der Abstand zwischen den beiden Wegen verhältnismäßig gering ist, der fragliche Einwand ohne weiteres beseitigt werden kann. Aber es scheinen auch Beispiele konstatiert worden zu sein, welche zeigen, daß die Frühlings- und Herbstzugstraßen voneinander ziemlich entfernt liegen können. So zieht nach Menzbier *Limosa lapponica* (Syn. *L. rufa*) im Frühling in enormen Mengen durch den unteren Ural, während sie im Herbst daselbst nur vereinzelt zur Beobachtung kommt. Gätke fand in vielen Fällen die Individuenzahl einer und derselben Art im Herbst und Frühjahr auf Helgoland ganz verschieden, und ähnliche Beispiele lassen sich viele für Schweden aufstellen (s. u. a. Kolthoff u. Jägerskiöld, 1898). Wie groß auch die genannten Abweichungen im jahreszeitlichen Auftreten einer Vögelart sein mögen, sie scheinen mir doch eine unwiderlegliche Beweiskraft gegen die uns beschäftigende Hypothese nicht zu besitzen. Denn die Erklärungsweise Stejneger's kann auch in solchen Fällen angewandt werden: es ist nicht unmöglich, daß die jetzigen Zugstraßen ursprünglich die ehemaligen Verbreitungswege der Art gewesen sind, im Laufe der Zeiten aber durch sekundäre Einflüsse, wie geographische Veränderungen u. dgl., von der ehemaligen Rich-

tung allmählich abgelenkt worden sind, und zwar in anderer Weise während des Herbst- als während des Frühlingszuges.

So steht es jetzt mit der Palmén-Weismann'schen Hypothese: sicher zurückgewiesen ist sie nicht, aber auch nicht sicher festgestellt. Denn dazu sind mehr als theoretische Erwägungen vonnöten; es bedarf empirisch festgelegter Tatsachen, aber eben solche sind in diesem Falle sehr schwierig zu beschaffen. Zwar kann die Richtung des jetzigen Vogelzuges bestimmt werden, die vorgeschichtlichen Einwanderungswege aber können meistens nur Gegenstand sehr hypothetischer Auslegungen sein. Und auch wenn sie ziemlich sichergestellt werden könnten, läge eine neue Schwierigkeit in dem Auseinanderhalten der Zugstraßen und der Einwanderungswege. Denn gewöhnlich sind die Vögel in die nördlichen Gegenden, von und nach welchen sie ziehen, eben von Süden her eingewandert; die Zugstraßen müssen demnach bei ihrer gewöhnlichen nord-südlichen Richtung mit den Einwanderungswegen ziemlich genau zusammenfallen, auch wenn sie voneinander ganz unabhängig sind.

Die Palmén-Weismann'sche Hypothese besitzt somit zurzeit den Charakter und den Wert einer Arbeitshypothese. Unten soll ein Versuch gemacht werden, ihre Gültigkeit für einige einzelne Fälle zu untersuchen, und zwar in einer Weise, die so empirisch ist, wie es in solchen Fragen wie der hier vorliegenden überhaupt möglich ist. Gegenstand der Untersuchung sollen einige nord-skandinavische Vogelarten sein. Die soeben genannten Schwierigkeiten können nämlich bei einer Untersuchung über die Zugverhältnisse dieser Vögel bis zu einem hohen Grade beseitigt werden: wir kennen ihre Zugstraßen, wir können auch eine ziemlich zuverlässige Theorie über die ehemaligen Einwanderungswege der Art aufstellen, und endlich fallen die Zugstraßen mit den Einwanderungswegen gar nicht zusammen, indem erstere in nord-südlicher, letztere in ost-westlicher Richtung gehen.

Einwanderungswege und Zugstraßen einiger nord-skandinavischen Vögel.

Schon 1848 machte der schwedische Zoologe Sven Nilsson darauf aufmerksam, daß einige Tierarten, darunter auch Vögel, in das nördliche Schweden von Osten und Nordosten her, nördlich des Bottnischen Meerbusens, eingewandert sind, und etwas später äußerte Wallengren eine ähnliche Ansicht. Ich habe schon früher Ge-

legenheit gehabt, bei meinen Darlegungen über die Wirbeltierfauna der nord-schwedischen Hochgebirge dieses Thema kurz zu besprechen (1907, p. 104 ff.). Die nordöstliche Herkunft der betreffenden Arten läßt sich dadurch ermitteln, daß ihre skandinavische Ausbreitung gegenwärtig auf die nördlichsten oder nordöstlichsten Teile beschränkt ist, obwohl die Naturverhältnisse ihrer weiteren Verbreitung nach Südwesten keine Hindernisse entgegensetzen. Denn für ein arktisches oder subarktisches Tier, wie es die fraglichen Vögel sind, wäre es ebenso leicht, geeignete Wohnplätze in den arktischen resp. subarktischen Gegenden des südlichen Norwegens und mittleren Schwedens wie in den genannten Zonen des nordöstlichen Skandinaviens zu finden, da man annehmen muß, daß die Naturverhältnisse der arktischen Zone in der ganzen Ausdehnung der letztgenannten innerhalb Skandinaviens im großen und ganzen dieselben sind; und dasselbe gilt von der subarktischen Zone. Über die annähernde Ausdehnung der arktischen und subarktischen Zone in Skandinavien siehe die Kartenskizze S. 529. Wenn somit ein subarktischer Vogel nur in den nordöstlichsten Gegenden der skandinavischen Halbinsel nistet, so kann man für ihn eine Einwanderung von Süden her nicht annehmen, denn es wäre dann unbegreiflich, weshalb er nicht auch in den ebenso geeigneten süd-norwegischen oder mittel-schwedischen subarktischen Gebieten nistet. Seine Ausbreitung kann nur in der Weise erklärt werden, daß er von Osten her gekommen ist, vom nördlichen Finnland und Rußland, und noch nicht Zeit genug gehabt hat, um sich so weit gegen Südwesten zu verbreiten, wie es ihm die Naturverhältnisse gestatten. Selbstverständlich müssen die als nordöstliche Einwanderer angenommenen Arten im nordöstlichen Europa und dem nördlichen Asien ein häufiges Vorkommen zeigen.

Wären nun wirklich die jetzigen Zugstraßen solcher Arten ihre ehemaligen Verbreitungswege, so müßten sie ja alle nicht nach Süden, sondern nach Osten von ihrer skandinavischen Heimat hinziehen, und umgekehrt würde der Rückzug im Frühjahr von Osten her geschehen. In der Untersuchung, wie es sich mit dieser Sache verhält, haben wir somit ein gutes Mittel, um auf die uns hier interessierende Hypothese die Probe zu machen. Unten sollen nun die betreffenden Verhältnisse bei den Vertretern der Gruppe der nordöstlichen Einwanderer besprochen werden.[1])

1) Bei der Besprechung der Nistgebiete der Arten halte ich es für

Anthus cervinus (Pall.)

Der rotkehlige Wiesenpieper ist eine subarktische Art, die in den nördlichsten Teilen Europas und Asiens nistet. In Skandinavien nistet sie nur in den allernördlichsten Gebieten. In Schweden ist sie bei Karesuando und in der Gegend um dem See Torneträsk nistend gefunden, möglicherweise auch etwas südlicher, nämlich im Sarek-Gebirge. In Norwegen nistet er bei Tromsö und in den östlich davon gelegenen Teilen des Landes. Diese Gegenden bilden somit die Westgrenze der Art.

Durch Norwegen zieht diese Art anscheinend nicht, weshalb Collett (1894) einen östlichen Zug vermutet. Diese Ansicht stimmt jedoch mit den in Schweden gemachten Beobachtungen nicht überein, denn sowohl bei Stockholm und Upsala als in Bohuslän und auf Öland ist der Herbstzug beobachtet worden (Sundevall, Kolthoff u. Jägerskiöld). An den beiden erstgenannten Orten ist die Art während des Zuges nicht selten. Auf Helgoland ist sie „während 50 Jahren etwa sechsmal erlegt worden" (Gätke).

Phylloscopus borealis (Blas.).

Diese östlich bis Alaska verbreitete Art hat ihre Westgrenze im nordöstlichsten Norwegen, wo sie als Brutvogel in Ost-Finnmarken westlich bis zum Porsangerfjord nicht selten ist. In Schweden wurde sie bis jetzt nicht gefunden. Sie gehört den subarktischen Birkenwäldern an. Der Zug ist nicht in Süd-Skandinavien beobachtet, dürfte auch in anderen Gegenden nicht festgestellt worden sein, weshalb die Art in der uns hier interessierenden Hinsicht belanglos ist. Auf Helgoland ist sie nur einmal erlegt worden.

Emberiza rustica Pall.

In den Flachlandgegenden von Norrbotten und Västerbotten ist diese Art in der letzten Zeit an mehreren Orten seßhaft geworden. Wo die schwedischen Kolonien der Art ihre Zugwege nehmen, weiß man indessen noch nicht. Auf Helgoland sind in den letzten 50 Jahren nur etwa 60 Exemplare beobachtet worden.

---

unnötig die Autoren der einzelnen Funde aufzuführen. Die meisten Angaben findet man bei Kolthoff u. Jägerskiöld: Nordens Fåglar (1898), und die übrige einschlägige Literatur wird in der neuen Auflage dieses Werkes, welche eben im Druck ist, berücksichtigt werden. Für die Zugverhältnisse aber gebe ich die wichtigste Literatur an.

Calcarius lapponicus (L.) (Syn. *Plectrophanes lapp.*).

Im schwedischen Hochgebirge nistet die Lerchenspornammer in den untersten Teilen der arktischen Zone und um die Baumgrenze (= Grenze zwischen der arktischen und der subarktischen Zone). Zwar ist ihr Vorkommen etwas sporadisch, aber wenigstens in den nördlichsten Gegenden ist sie ziemlich gemein. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich auch weit südwärts, obgleich sie hier nur spärlich vorkommt. In Schweden ist sie als Nistvogel am weitesten südlich in den Oviksfjällen in Jämtland, in Norwegen noch etwas südlicher, nämlich in Dovre, Jotunheimen und in Valders (etwa 61° 25') beobachtet worden. Diejenigen südlichen Teile der arktischen Hochgebirgszone, welche außerhalb ihres Brutgebietes liegen, sind also verhältnismäßig klein. Wenn wir somit nur die Verbreitung berücksichtigen, müssen wir gestehen, daß die Ansicht der nordöstlichen Herkunft dieser Ammer ziemlich schwach begründet ist, besonders weil ihre übrige Verbreitung nicht auf die alte Welt beschränkt, sondern circumpolar ist. Ich führe sie hier hauptsächlich deshalb auf, weil ihr Herbst- und Frühlingszug auffallenderweise nicht regelmäßig durch das südliche Skandinavien geht. Hierdurch gewinnt die Ansicht der nordöstlichen Herkunft, wie ich unten (S. 542) näher erörtern werde, eine nicht unerhebliche Stütze.

Während des Zuges ist die Lerchenspornammer im südlichen Schweden äußerst selten, nur ein paar Male gefunden (Kolthoff u. Jägerskiöld), und auch im südlichen Norwegen ist sie, obgleich etwas öfter, nur in spärlichen Individuen beobachtet worden (Collett). In Dänemark ist sie nur ein paar Male, auf Helgoland jedes Jahr, allerdings spärlich, angetroffen worden (Gätke). Im nördlichen Schweden dagegen zieht sie über die Flachlandgegenden scharenweise (Nilsson), offenbar nach Osten, und im nördlichen und mittleren Finnland wird sie in großen Schwärmen während des Zuges gesehen (v. Wright). Schon Nilsson schloß aus diesen Befunden, daß die im nördlichen Skandinavien nistenden Individuen der Art im allgemeinen nicht durch Süd-Skandinavien, sondern durch Finnland ziehen, eine Ansicht, der sich auch Collett und Kolthoff (1901) angeschlossen haben.

Fast genau dieselbe Verbreitung wie die Lerchenspornammer hat die Berglerche.

Eremophila alpestris (L.) *var. flava* (Gmel.).

Auch sie ist beinahe circumpolar. In der skandinavischen Halbinsel nistet sie im Norden mancherorts ziemlich gemein, und auch im Süden fehlt sie nicht ganz. In Schweden ist sie am südlichsten in den Oviksfjällen in Jämtland (63° n. Br.) gefunden, in Norwegen geht sie südwärts fast bis zu 62° n. Br. Durch die gegenwärtige Verbreitung kann somit eine nordöstliche Herkunft der Art nicht als bewiesen angesehen werden. Der von einigen Forschern geäußerten Meinung, die Berglerche habe erst in den letzten 100 Jahren Skandinavien erreicht, kann ich nicht beistimmen. Daß die Art erst 1843 in Skandinavien brütend gefunden wurde, beweist in diesem Falle gar nichts, denn unsere Hochgebirge waren vor dieser Zeit sehr mangelhaft untersucht, und auch jetzt kommt die Art dort sehr sporadisch vor. Selbst habe ich dort einen Sommer während 10 Wochen für ornithologische Zwecke eine mehrere Quadratmeilen große Hochgebirgsgegend durchstreift, ohne eine einzige Berglerche gewahr zu werden, während ich sie einen anderen Sommer in demselben Gebiet einigermaßen gemein fand. Daß die Art zuerst in Nordamerika und seitdem allmählich in immer westlicheren Gebieten der alten Welt gefunden wurde, muß ich auch aus ähnlichen Gründen als eine gar zu geringfügige Tatsache betrachten, um die von anderen Forschern gehegte Ansicht begründen zu können, daß die Berglerche fast um dieselbe Zeit, da die Untersuchungen ausgeführt wurden, in derselben Richtung ihr Brutgebiet ausgebreitet hätte. Gätke hat als Stütze für diese Hypothese angeführt, daß die über Helgoland ziehenden Scharen der Berglerche besonders in den 1880er Jahren ganz erheblich an Zahl und Größe zunahmen, wie ähnliches auch, obgleich in geringerem Maßstab, in Süd-Schweden und im südöstlichen England beobachtet worden ist. Meines Erachtens stößt es auf geringere Schwierigkeiten, diese Zunahme als Folge einer Veränderung der Zugrichtung oder eines Zuwachses an Individuenreichtum zuvor vorhandener europäischer und vielleicht auch nordwestasiatischer Kolonien der Art zu erklären, als wenn man meinen wollte, sie beruhe auf einer so rapiden und massenhaften Ausbreitung über zuvor von der Art unberührte ungeheure Gebiete.

Tringa minuta Leisl.

Dieser kleine Strandläufer, dessen Verbreitungsgebiet die subarktische und arktische Zone des nordöstlichen Europas und nörd-

lichen Asiens nach Süden bis zum Baikalsee umfaßt, ist noch nicht in Schweden brütend gefunden worden, dagegen im nordöstlichsten Norwegen, wo seine Westgrenze am Porsangerfjord liegt. Daß das skandinavische Kontingent der Art aus den westlichen Vorposten gebildet wird, ist also augenscheinlich (Fig. A).

Der Zug geht nichtsdestoweniger regelmäßig durch Norwegen (Collett) und Schweden (Fig. A). In Schweden zieht die Art während des Herbstes scharenweise längs der Ostküste, weniger zahlreich über das innere Land und längs der Westküste, obgleich auch hier jährlich und regelmäßig (Kolthoff 1896, 1901, Kolthoff u. Jägerskiöld, Hartman). Auf Helgoland ist sie „von Anfang August bis Mitte September eine ganz gewöhnliche Erscheinung" (Gätke).

Tringa temmincki Leisl.

ist möglicherweise auch in Skandinavien ein nordöstlicher Einwandrer, obgleich sie als Brutvogel bis zum südlichen Norwegen vorgedrungen, hier aber auffallend seltener als in den nördlicheren Gebieten ist. Übrigens ist sie als Nistvogel auf die alte Welt beschränkt. Der Zug geht über Süd-Schweden, sowohl längs der Ost- und der Westküste als im inneren Lande, und auch längs der norwegischen Küste.

In diesem Zusammenhang sei auch

Tringa subarquata (Gyldenst.)

erwähnt. Ihre Brutplätze wurden bis jetzt nicht gefunden. Da sie indessen weder im arktischen Nordamerika noch auf Grönland, Island und Spitzbergen nistend gefunden worden ist, obgleich die letztgenannten Gebiete ziemlich genau durchforscht sind, dürfte sie in den weniger genau untersuchten nördlichsten Teilen des europäischen oder asiatischen Rußlands brüten. Daß sie wenigstens hauptsächlich der alten Welt gehört, beweist auch der Umstand, daß sie während des Zuges und im Winter ungleich häufiger hier angetroffen worden ist als in Nordamerika. Sie dürfte somit wie die nordöstlichen Einwandrer in der skandinavischen Fauna der sibirisch-nord-europäischen Fauna angehörig sein. Dessenungeachtet geht ihr Herbstzug regelmäßig längs der norwegischen Westküste (Collett) und der südschwedischen Ostküste sowie, allerdings in geringerem Maße, längs der Westküste Schwedens (Kolthoff, Kolthoff u. Jägerskiöld).

Ein nordöstlicher Einwanderer ist möglicherweise auch der schmalschnäbelige Wassertreter,

Phalaropus lobatus (L.)

und als solcher auch von KOLTHOFF u. JÄGERSKIÖLD angesehen worden, eine Meinung, welcher ich auch selbst früher beigestimmt habe (1907).

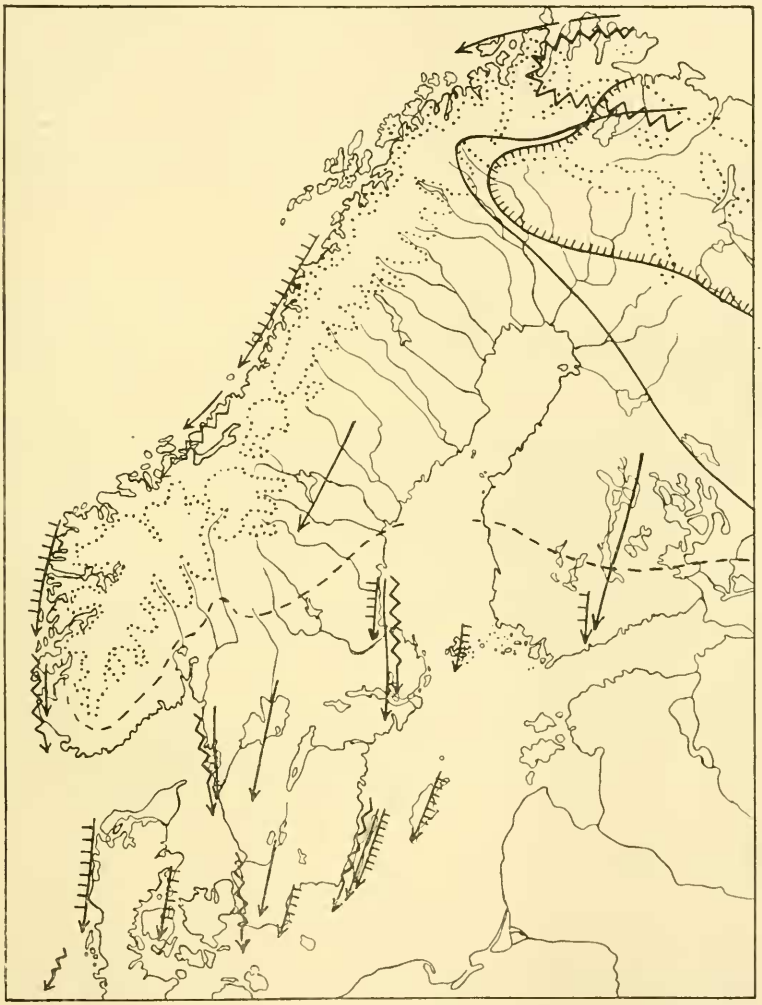

Fig. A.

Die Westgrenze der Brütegebiete und die Zugstraßen von *Tringa minuta* ^^^, *Totanus fuscus* ——— und *Limosa lapponica* ⊥'⊥'⊥'⊥. Annähernde Grenzen der klimatischen Zonen: .... der arktischen und ---- der subarktischen Zone; letztere ist in der Natur sehr schwach gegen die südlicheren Teile des temperierten Gebietes abgegrenzt.

Dieser hauptsächlich subarktische Wassertreter ist nämlich entschieden gemeiner im nördlichsten Skandinavien als in den südlichen klimatisch gleichwertigen Gebieten, obgleich er daselbst nicht ganz fehlt; er geht in Süd-Norwegen bis zu 61° n. Br. hinab. Da aber auch nordwestlich und westlich von Skandinavien gelegene Gebiete, nämlich Island und die Færöer, im Verbreitungsgebiet der Art liegen, erscheint die nordöstliche Herkunft etwas unsicher. Die Zugstraßen sind noch nicht festgestellt worden. Da die Art aber während der Zugzeit sehr selten im südlichen Skandinavien und Süd-Finnland ist, vermuten Kolthoff u. Jägerskiöld und Collett, daß sie östlich durch Rußland zieht.

Totanus fuscus (L.).

Diese auf den subarktischen Mooren der alten Welt brütende Art ist nach Westen bis ins nördlichste Schweden (Karesuando) vorgedrungen (Fig. A). Im nördlichen Finnland nistet sie an mehreren Orten gemein.

Der Frühlingszug geht regelmäßig über das südliche und mittlere Schweden, z. B. Västergötland, Uppland, Jämtland und Öland, wo die Vögel in Schwärmen auftreten, und zwar beide Geschlechter beisammen; gewöhnlich fliegen sie, ohne zu rasten, nach ihren nördlichen Nistplätzen, können aber unter Umständen sich an Seen und Sümpfen niederlassen (Kolthoff 1901). Auch der Herbstzug (Fig. A) geht über Süd-Schweden, z. B. Uppland und Öland, beiderorts jährlich. Die alten Vögel ziehen da vereinzelt oder wenige zusammen, die Jungen gewöhnlich in Schwärmen. Auch in Värmland, Bohuslän bei Göteborg und in Skåne (Schonen) sind junge Vögel oft beobachtet worden, nach den Angaben mehrerer schwedischen Ornithologen (siehe Kolthoff u. Jägerskiöld). Durch Norwegen scheint die Art spärlicher zu ziehen, obgleich sie längs der ganzen Westküste angetroffen worden ist (Collett).

Limosa lapponica (L.).

Sie hat ungefähr dieselbe Verbreitung wie die vorhergehende Art, geht aber nicht soweit nach Osten, indem sie im östlichen Asien fehlt. Ihre Westgrenze (Fig. A) liegt in der Torne-Lappmark in Schweden (Muonioniska, Karesuando). Auch diese Art bewohnt die subarktischen Waldmoore.

Während des Frühlingszuges ist sie nur selten in Süd-Skandinavien gefunden worden, dagegen während des Herbstzuges (Fig. A)

regelmäßig und in großer Zahl auf der Insel Öland (Kolthoff) sowie auch bei Gefle (Hartman). Mehr sporadisch zieht sie über das innere Land und die Westküste Schwedens (Kolthoff u. Jägerskiöld). Längs der norwegischen Westküste ist sie auch ziemlich zahlreich während des Herbstzuges beobachtet, während des Frühlings aber selten (Collett).

Anser erythropus (L.).

Die Zwerggans nistet in der arktischen und im oberen Teile der subarktischen Zone. In ihrer Verbreitung erweist sie sich als ein typischer nordöstlicher Einwanderer. Dieselbe umfaßt die nördlichsten Gebiete der alten Welt; auf Spitzbergen nistet sie jedoch nicht. Die Westgrenze liegt im nördlichen Skandinavien: in Norwegen ist sie nur in Finnmarken brütend gefunden, in Schweden erstreckt sich ihr Gebiet etwas weiter nach Südwesten, nämlich wenigstens bis zur Grenze zwischen der Lule- und der Pite-Lappmark (Fig. B).[1])

Während des Zuges ist sie äußerst selten in Süd-Skandinavien beobachtet worden, so selten, daß man völlig sicher behaupten kann, daß der eigentliche Zug nicht durch diese Gegenden geht. Damit stimmt gut überein, daß während 50 Jahren auf Helgoland nur 1 Expl. erbeutet wurde (Gätke). Durch das nördliche Finnland zieht sie aber regelmäßig, und zwar während des Herbstes nicht gerade in südlicher, sondern in südöstlicher Richtung (v. Wright u. Palmén) (Fig. B).

Zu den nordöstlichen Einwanderern gehört wahrscheinlich auch der Lapplandskauz, *Syrnium lapponicum* (Sparrm., Retz.), welcher aber kein eigentlicher Zugvogel ist.[2])

---

1) Es ist möglich, obgleich nicht bewiesen, daß die Zwerggans auch in Jämtland vorkommt. Nach Klinckowström (in: Fauna och Flora, Stockholm 1909) geben nämlich die Lappen in Frostwiken an, daß diese Gans hier lebe.

2) Außer den oben besprochenen Arten stellte ich 1907 zu der fraglichen Kategorie auch *Squatarola squatarola* (L.), *Tringa striata* (L.), *Anser fabalis* Lath.), *Cygnus cygnus* (L.) und *Harelda hiemalis* (L.). Die nordöstliche Herkunft dieser Arten scheint mir jedoch jetzt sehr unsicher resp. unwahrscheinlich. *Squatarola* ist als Nistvogel circumpolar und übrigens noch nicht brütend in Skandinavien gefunden. *T. striata* brütet im nördlichsten Europa und dem nordöstlichen Nordamerika, aber nicht in Asien. *H. hiemalis* ist circumpolar und nistet auch, obgleich spärlich, im südlichen

Es ist aus den obigen Zusammenstellungen hervorgegangen, daß von den ziemlich sicher als nordöstliche Einwanderer zu betrachtenden Zugvögeln die meisten bei ihrer Rückkehr von den Nistplätzen nicht ostwärts durch diejenigen Gegenden ziehen, durch welche ihre ehemalige Einwanderung in Skandinavien geschehen ist, sondern südwärts oder südwestwärts, also durch ein Land, welches ihre Vorfahren niemals bewohnt haben. Besonders wichtig sind in dieser Hinsicht *Tringa minuta*, *Totanus fuscus* und *Limosa lapponica*, deren nordöstliche Herkunft nicht bezweifelt werden kann und deren Zug regelmäßig und individuenreich durch Süd-Skandinavien geht. Vor allem ist hervorzuheben, daß der Zug nicht nur längs der Ostküste Süd-Schwedens geht, sondern auch über das innere Land und die Westküste und längs der norwegischen Westküste. Wäre z. B. nur die Insel Öland und die südlich davon gelegenen Teile der schwedischen Küste vom Zuge betroffen, so könnte vielleicht ein eifriger Anhänger der Palmén-Weismann'schen Hypothese versucht sein, die Sache so zu erklären, daß die Vögel von ihren nord-skandinavischen Nistplätzen zuerst einen östlichen Weg einschlagen, dann aber durch die Richtung der Wasserwege veranlaßt wurden sich nach Südwesten zu begeben, und zwar könnte ein solcher Erklärungsversuch sehr plausibel ausfallen, da mehrere östlich und nordöstlich vom Weißen Meere, z. B. auf Novaja Semlja, brütende Vögel eine solche südwestliche Richtung bei ihrem Zug einnehmen, wodurch sie eben über das südliche Ostsee-Gebiet mit der Insel Öland hinüberstreifen. In bezug auf die norwegischen und die mittel- und west-schwedischen Zugwege kann aber eine solche Hypothese für die uns jetzt interessierenden Vögel gar nicht angenommen werden. Die Einwanderungs- und Zugverhältnisse dieser Vögel (der drei oben genannten *Tringa*-, *Totanus*- und *Limosa*-Arten) zeigen somit unzweideutig, daß nicht alle Vögel ihren jähr-

Norwegen. *C. cygnus* hat vorher eine weit ausgedehntere Verbreitung im nördlichen Schweden gehabt, wenigstens bis Jämtland; 70 Jahre haben genügt, um sein Gebiet um die Hälfte zu verkleinern, und es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß der Singschwan, der wohl immer vom Menschen gejagt worden ist, früher über die ganze oder fast ganze subarktische Zone Schwedens verbreitet gewesen ist. Daher ist es, nach der Verbreitung des Vogels zu urteilen, wie ich in „Fauna och Flora" 1908 (Stockholm) geäußert habe, ebenso möglich, daß er ein südlicher wie ein nordöstlicher Einwanderer ist. Auf *Anser fabalis* komme ich unten (S. 540) zurück.

lichen Zug längs der ehemaligen Verbreitungswege der Art nehmen. Es ist unter den sicher als nordöstliche Einwanderer zu betrachtenden nord-skandinavischen Vögeln nur einer, nämlich *Anser erythropus*, der auch die Zugstraßen in nordöstlich-östliche Gegenden verlegt.

Es bleibt noch ein Einwand zu beseitigen. Bekanntlich haben in postglacialer Zeit Oszillationen im Klima Skandinaviens stattgefunden, und zwar war das Klima zu Beginn der Littorinazeit etwas milder als jetzt. Diese sogenannte atlantische Zeit führte wohl zweifellos u. a. Verschiebungen in der Verbreitung der Fauna herbei, und man kann kaum bezweifeln, daß die arktischen und subarktischen Arten davon betroffen worden sind. Es könnte vielleicht auf den ersten Anblick die Deutung annehmbar erscheinen, daß diese Arten wegen der Klimaverbesserung aus ihren skandinavischen Brutgebieten verdrängt wurden, dann aber mit der später eintretenden Klimaverschlechterung wieder einwandern konnten, eine Einwanderung, welche den heutigen Zustand herbeigeführt hat. Die fraglichen Vögel würden demnach vor der atlantischen Zeit von Süden her in die arktischen bzw. subarktischen Gegenden Skandinaviens eingewandert sein und hätten wegen dieser Einwanderungsrichtung auch südliche Zugstraßen gehabt, welche sie bis in unsere Zeit beibehalten haben. Jedoch dürfte eine solche Erklärung nicht das Richtige treffen. Denn wahrscheinlich bestand die Veränderung des Klimas beim Eintritt der atlantischen Zeit darin, daß es nur maritim oder insulär wurde, was die sommerliche Mitteltemperatur nur unerheblich oder gar nicht erhöhte, und nur das Sommerklima kommt ja für die Zugvögel in Betracht. Jedenfalls kann man nicht annehmen, der Unterschied zwischen dem jetzigen Klima und demjenigen der atlantischen Zeit sei so erheblich, daß es während der letztgenannten Zeit im südlichen und mittleren Skandinavien nicht arktische, geschweige denn subarktische Gegenden gebe, wo die fraglichen Vögel noch verweilen könnten. Ein Verdrängen aus Skandinavien war für die subarktischen Vögel offenbar noch weniger wahrscheinlich als für die arktischen, und die oben besprochenen Vögel, *Tringa minuta*, *Totanus fuscus* und *Limosa lapponica*, sind eben subarktisch. *Anser erythropus* ist entschieden mehr arktisch als jene, und dennoch ist eben diese Gans die einzige von ihnen, die ihre östlichen Zugstraßen beibehalten hat. Mag es sich indessen so oder so mit den Oszillationen

in der Verbreitung der genannten Sumpfvögel verhalten; für die Frage, ob diese Vögel längs der ehemaligen Einwanderungswege noch ziehen, sind ehemalige Verhältnisse meiner Meinung nach ganz außer acht zu lassen einfach aus dem Grunde, weil dieselben, wie ich sogleich zeigen werde, einen solchen Einfluß auf die Zugrichtung dieser Vögel gar nicht ausüben können.

Warum ziehen einige Vögel nicht längs der ehemaligen Verbreitungswege?

Wir können in der Untersuchung noch einen Schritt weiter gehen und für eine Gruppe von Vögeln den Nachweis erbringen, warum sie nicht längs der ehemaligen Verbreitungswege der Art ziehen. Sie tun dies deshalb nicht, weil es ihnen ganz unmöglich ist. Um dies zu verstehen, müssen wir einen Blick auf die Zugweise dieser Vögel werfen.

Die Gruppe umfaßt gewisse Sumpfvögel, vor allem Arten der Familie *Totanidae*. Die soeben angedeutete Eigentümlichkeit im Zuge liegt darin, daß die alten und die jungen Vögel während des Herbstes nicht zusammen, sondern gesondert für sich ziehen. Für mehrere Sumpfvögel ist dies besonders von Kolthoff (1896) in einer Abhandlung über den Vogelzug über die Insel Öland festgestellt worden (s. auch Kolthoff, 1901), einer Abhandlung, die in der späteren ornithologischen Literatur viel zu wenig Beachtung gefunden hat. Die Beobachtungen wurden während 8 Sommern ausgeführt. Folgende Auszüge aus der Abhandlung mögen die Frage hinreichend beleuchten; es werden dabei nur einige typische Arten besprochen:

Squatarola squatarola (L.) (Syn. *S. helvetica*).

Die alten Vögel ziehen zuerst, Ende Juli bis Anfang September. Erst wenn der Zug der alten abgeschlossen ist, fangen die jungen an, was um den 10.—15. September geschieht; am zahlreichsten kommen sie während der letzten Hälfte von September und haben Ende Oktober den Zug beendigt. Vom Anfang des Jungvogelzuges an ist kein alter Vogel, sei es ziehend oder seßhaft, in Schweden beobachtet worden.

Gallinago gallinula (L.).

Der Herbstzug fängt Ende September an. Die alten Vögel leiten ihn ein, die jungen schließen ihn ab. Alle Ende Oktober und im November erlegte Vögel sind Junge gewesen.

Tringa canutus L.

Um den 20. Juli kommen die ersten. Anfangs ziehen nur alte Vögel, ihr Zug dauert bis Ende August, wonach er schnell abnimmt. Die Jungen kommen erst Ende August, sind Anfang September am zahlreichsten und erscheinen Ende September nicht mehr. Nachdem die Jungen individuenreich im Zuge aufzutreten begonnen haben, erscheinen keine Alten mehr.

Tringa minuta Leisl.

In der späteren Hälfte von Juli fangen die Alten den Zug an und fahren damit etwa einen Monat fort, bevor die Jungen auftreten. Später als im August ist kein alter Vogel in Schweden erhalten worden. Ende August und Anfang September sind die Jungen am zahlreichsten, Ende September schließen sie die Wanderung ab.

Totanus fuscus (L.).

Schon Anfang Juli ist der Zug im vollen Gange, indessen nur aus alten Vögeln bestehend, von denen die letzten Ende Juli auftreten. Um dieselbe Zeit fangen die Jungen an zu ziehen; Ende August ist ihr Zug abgeschlossen.

Limosa lapponica (L.).

Zuerst im Zuge, schon Mitte Juli, erscheinen gewöhnlich kleine Scharen von einjährigen Vögeln, die sich nicht fortgepflanzt haben und ein graueres Kleid als die alten tragen. Alte, stattliche, rote Männchen treffen auch Mitte Juli ein, aber der eigentliche Zug der älteren Vögel beginnt erst Ende Juli. Man kann ihrer da oft zu Hunderten zählen, und sie wandern bis etwa 15.—20. August. Da hört der Zug ganz auf, bis die Jungen Anfang September zu ziehen beginnen. Sie ziehen ziemlich zahlreich bis gegen Ende des Monats. Alte Vögel sind in Schweden nicht später als August und Junge des Jahres nicht früher als September angetroffen worden.

Numenius arquatus (L.).

Schon in der späteren Hälfte des Juni ziehen die alten Weibchen weg, nachdem sie das Brutgeschäft den Männchen überlassen haben. Der Weibchenzug dauert indessen nur kurze Zeit, bis Anfang Juli, und dann folgt gewöhnlich eine Zeit, wo keine Individuen dieser Art ziehen. Um den 10.—15. Juli fangen die alten Männchen an zu kommen, und ihr Zug setzt sich bis Mitte August fort. Zu dieser Zeit erscheinen die ersten Jungen, sie ziehen am zahlreichsten Ende August und beendigen den Zug Ende September.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß die überwiegende Mehrzahl der Jungen mehrerer Sumpfvögel — darunter auch der nordöstlichen Einwanderer der skandinavischen Fauna — zu einer Zeit ziehen, wo keine Alten mehr im Zuge auftreten, die den Jungen den Weg zeigen könnten. Es ist auch von anderen Ornithologen gezeigt worden, daß die Jungen mehrerer Vögel ihren Weg allein finden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß diese Tatsache einen entscheidenden Einfluß auf unsere Auffassung des Vogelzuges, insbesondere des Verhaltens zwischen den heutigen Zugstraßen und den ehemaligen Ausbreitungswegen, ausüben muß. Denn wie wäre es den Jungen der genannten Vogelarten möglich, bei ihrem ersten Zug eine Kenntnis von den ehemaligen Ausbreitungswegen der Art zu besitzen, wenn ihnen nicht eine solche Kenntnis von ihren Eltern übermittelt worden wäre?[1]) Vermöge ihres Instinkts, wird man vielleicht antworten. Allein das Wort Instinkt ist doch keine Zauberformel, durch welche man sonst unbegreifliche Sachen erklären kann. Ist der Instinkt selbst — wie er es in diesem Falle sein würde — unerklärlich, so erklärt er auch selbst nichts. Dennoch hat man sich das Verhältnis in dieser krassen Weise vorgestellt. So sagt Duncker (p. 102): „Wenn wir nun wirklich annehmen, die Jungen unternähmen den weiten Weg allein, wie häufig Beobachtungen kund tun, ... so begegnet uns gar keine Schwierigkeit, diese Erscheinung zu erklären. Wie dem Vogel die Fähigkeit des Fliegens, des Nestbaues usw. vererbt ist, so auch die Eigenschaft, die und die be-

1) Ich meine mit diesen Worten natürlich nicht, daß irgendwelche Vögel wissen könnten, dieser oder jener Weg sei von ihren Vorfahren bei der Ausbreitung der Art betreten. Ich meine nur die Kenntnis eines bestimmten Weges, von dem der Vogel im voraus weiß, daß er ihn ziehen kann und auch ziehen soll, natürlich ganz ohne Bewußtsein davon, daß dieser Weg eben der Ausbreitungsweg seiner Vorfahren gewesen ist.

stimmte Zugstrasse zu wählen." Das heißt doch zwei ganz grundverschiedene Sachen als analog zu betrachten. Wie das Fliegen und der Nestbau so ist auch gewiß das Ziehen einem Zugvogel vererbt, aber „die und die bestimmte Zugstrasse zu wählen", das ist doch etwas anderes. Die Vögel müssen eine Auffassung von der Himmelsrichtung haben, das können wir ihnen nicht absprechen, aber das ist auch ein Vermögen, welches von natürlichen Ursachen (Sonnenstand usw.) abhängen kann. Wenn wir uns auch die Mechanik der fraglichen Auffassung beim Vogel nicht vergegenwärtigen können, so ist sie doch in natürlicher Weise denkbar.

Aber den Weg nach einem zuvor bestimmten Überwinterungsgebiet zu finden, wie es der genannte Verfasser offenbar meint, das kann keinem Lebewesen vererbt sein. Man denke sich den völlig entsprechenden Fall, ein Psychologe wollte behaupten, unsere Nachkommen könnten durch Vererbung z. B. höheres mathematisches Wissen besitzen, und zwar ohne jede vorhergehende Übung, oder sie könnten ohne irgendwelche Studien unsere Kenntnis von der Natur Australiens vererben! Daß ein Zugvogel bei seinem ersten Zuge ohne Führung von älteren Vögeln einen Weg fliege, nur weil derselbe der alte Einwanderungsweg seiner Vorfahren sei, das wäre nicht nur unbegreiflich, es wäre absurd, naturwidrig.

Aber, möchte man einwenden, wie können solche Zugvögel ihre bestimmten Winterquartiere erreichen, wenn sie nicht zuvor bestimmten Wegen folgen? Diese Frage kann nicht beantwortet werden, und zwar einfach deshalb, weil sie unrichtig formuliert ist. Die fraglichen Zugvögel streben nämlich ganz sicher keinen zuvor bestimmten Winterquartieren zu. Wenn z. B. die nord-europäischen Individuen von *Limosa lapponica* ihren Herbstzug beginnen, so haben sie höchstwahrscheinlich (oder vielleicht besser: notwendigerweise) ein ungefähres Gefühl von der Himmelsrichtung; sie fliegen deshalb hauptsächlich in südlicher Richtung. Aber weil sie Landschaften von einer ziemlich bestimmten Natur auch während des Wanderfluges bevorzugen, üben die Naturverhältnisse einen großen Einfluß auf die Flugrichtung aus. Eine Abteilung der Vögel, die vielleicht wegen der Lage des Nistplatzes zur Meeresküste gelangt ist, folgt derselben und zieht, wie wir gesehen haben, längs der norwegischen Küste weiter südwärts, eine andere Abteilung folgt vielleicht den subarktischen Waldmooren der skandinavischen Gebirgskette entlang und kommt so zur schwedischen Westküste, eine dritte, und zwar

die größte, Abteilung wird durch die Richtung der großen, von dem Weißen Meer über Onega und Ladoga zum Ostsee-Gebiet hergehenden Wasserstraße zur Insel Öland gelenkt. Die Vögel wählen somit bis zu einem gewissen Grad ihren Weg, indem sie bestimmte Naturverhältnisse (Wasserwege verschiedener Natur) bevorzugen, aber daß einige die norwegische Küste, andere das Ostsee-Gebiet bestreichen, beruht nicht auf einem bestimmten Willen des betreffenden Vogels, die oder die Straße zu ziehen. Der Vogel weiß nicht im voraus, ob er die oder die Gegend besuchen wird; er wählt nur für den Augenblick den ihm am meisten zusagenden Weg. Es sind die geographischen Verhältnisse des Erdteils, welche den Zug der Vogelart in verschiedene Bahnen lenken; die Vogelindividuen der fraglichen Arten wählen zwar Lokalitäten von einer bestimmten Beschaffenheit, aber es ist die gegenseitige Reihenfolge dieser Lokalitäten, die die Zugrichtung im großen und ganzen bestimmt. Daher fliegt der Vogel keiner zuvor fixierten Winterstation zu, sondern diese ist die Endstation der Zugstraße, und die Lage derselben wird durch die Zugstraße bedingt.

Bei der Rückkehr zum Norden während des Frühlings aber scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß diese Vögel bestimmten Gegenden, nämlich ihren alten Heimaten, zustreben. Eine solche Vorstellung hat in sich nichts Absurdes, sie basiert auf der Annahme eines sehr hochentwickelten Ortssinnes (Ortsgedächtnisses) bei den Vögeln. Zwar können wir einen Ortssinn von so hoher Entwicklung, wie sie der hier fragliche besitzen muß, nicht völlig verstehen, d. h. in seiner Mechanik fassen, aber er ist doch als natürlicher Vorgang denkbar und seiner inneren Natur nach nicht unbegreiflich. Eben darin, daß die Vögel denselben Weg, obgleich in entgegengesetzter Richtung, zuvor einmal zurückgelegt haben, liegt die Möglichkeit eines Zurückwanderns nach einem bestimmten Ziel zu.

Es ist sehr interessant, daß wir in einer ganz anderen Kategorie von Wanderern ein wahres Gegenstück zu den Vogelzügen nach unbewußtem Ziele erblicken können, nämlich unter den Wanderfischen, und zwar scheint mir der Flußaal ein sehr gutes Beispiel zu sein. Bekanntlich nehmen auch bei diesem Tier die Jungen ihre Wanderung ins Süßwasser einsam, ohne Begleitung der Älteren, vor, und auch beim Aal hängt es offenbar von dem, was wir Zufall nennen, ab, ob die Jungen z. B. in einen englischen oder einen schwedischen

Binnensee einwandern werden. Von einem Streben nach einem bewußten Ziel kann auch hier keine Rede sein. Dagegen ziehen die alten Aale, wenn sie einige Jahre später denselben Weg in entgegengesetzter Richtung zurücklegen wollen, in einer ganz bestimmten Richtung, nämlich immer nach den Tiefen des Atlantischen Ozeans zu.

Welchen Vögeln ist es möglich, beim Zuge die ehemaligen Ausbreitungswege der Art zu wählen?

Die Antwort auf diese Frage ergibt sich nach den obigen Auseinandersetzungen eigentlich von selbst; sie muß lauten: Nur diejenigen Vögel können beim Zuge die alten Ausbreitungswege der Art absichtlich wählen, bei welchen die Alten und die Jungen während des Herbstes zusammen ziehen. Dieser Gedanke geht natürlich davon aus, daß es eine sozusagen persönliche Überlieferung der Kenntnis der Zugwege seitens der Elterngeneration geben muß, wenn die Tochtergeneration diese Wege soll kennen können. Die Kenntnis der Zugstraßen kann somit, wie wir soeben gesehen haben, nicht ererbt sein, sie muß erworben werden, und zwar so, daß die Jungen sie von den Eltern lernen.[1])

Dies ist eine Schlußfolgerung, zu der wir auf rein theoretischem Wege gekommen sind; wir wollen sie jetzt mehr empirisch prüfen. Es kann dies in der Weise geschehen, daß wir die Zuggewohnheiten derjenigen nordöstlichen Einwanderer der skandinavischen Fauna untersuchen, deren Zug nicht über Süd-Skandinavien, sondern über Finnland und Rußland geht. Es gibt, wie wir gefunden haben, nur eine solche Art, deren nordöstliche Herkunft als sichergestellt angesehen werden kann, nämlich die Zwerggans, *Anser erythropus*. Es ist nun bekanntlich eine Tatsache, daß die alten und die jungen Vögel bei allen Gänsearten auf dem Zuge zusammen auftreten, was ja mit unserer Hypothese sehr wohl stimmt.

1) Dies ist nichts anderes als die alte Auffassung Palmén's, wie aus p. 269—271 und 276 seiner Arbeit von 1876 deutlich zu ersehen ist. Die von mir soeben geäußerte Ansicht, daß die Vögel das Ziehen längst zuvor bestimmter Straßen nicht vererben können, hat auch Palmén ausgesprochen (p. 268). Überhaupt hat sich Palmén über das Verhältnis zwischen den alten Einwanderungswegen und den heutigen Zugstraßen mehr nebenbei und vorsichtiger als seine Nachfolger geäußert.

Hierdurch ist gezeigt worden, daß es nicht undenkbar ist, daß die Gänse, insbesondere die Zwerggans, bei ihrem jährlichen Wanderzug die alten Verbreitungswege der Art benutzen, nicht aber, daß dies wahrscheinlich oder gar sicher sei. Einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt indessen die Hypothese schon deshalb, weil es, wollte man dieselbe nicht annehmen, ganz unverständlich wäre, weshalb die Zwerggans den Zug nach Südosten richtet und nicht, wie es die meisten anderen Zugvögel und wenigstens zwei andere nordische Gänsearten tun, nach Süden und Südwesten.

Eine zweite Stütze erfährt die Hypothese durch einen Vergleich zwischen der Zwerggans und der zweiten nord-skandinavischen Gänseart, der Saatgans, *Anser fabalis* (Lath.). Diese verlangt zwar nicht so kaltes Klima wie die Zwerggans, sie geht ziemlich weit ins Waldgebiet herunter, ist aber nicht südlich bzw. unterhalb der subarktischen Zone brütend gefunden worden. In Schweden brütet sie nicht nur in allen den nördlichsten Provinzen, sondern auch so südlich wie in den inneren Teilen von Hälsingland (Orsa Finnmark), und sie hat wenigstens in früheren Zeiten sogar im nördlichen Wärmland (Dalby) gebrütet.[1]) Sie ist somit über der ganzen subarktischen Zone Schwedens brütend gefunden worden. Gegenwärtig ist sie zwar häufiger in den nördlichen Teilen, aber dies kann sehr einfach teils dadurch erklärt werden, daß die Waldmoore, die Lieblingsaufenthalte dieser Gans, in diesen Gegenden weit ausgedehnter sind als im Süden, teils dadurch, daß die Saatgans ein jagdbares Tier ist und daher in den südlichen, dichter bevölkerten Provinzen mehr ausgerottet worden ist. Besonders an den Nistplätzen ist sie einer eifrigen Eierplünderung und Jagd während der Mauserzeit ausgesetzt. Es gibt also keinen Grund für die Annahme einer nordöstlichen Herkunft dieser Art, sondern sie dürfte vielmehr von Süden her eingewandert sein.

Wie wählt nun die Saatgans ihre Zugstraßen? Sie zieht sowohl während des Herbstes als des Frühlings durch das mittlere und südliche Schweden, und zwar durch alle Provinzen, ebenso zahlreich durch das innere Land wie längs der Küsten. Besonders während

1) Im Jahre 1907, als ich die Saatgans zu den nordöstlichen Einwanderern stellte, waren mir diese südlichen Nistplätze nicht bekannt; sie sind aus den faunistischen Schriften nicht zu ersehen. Der Nistplatz von Dalby ist von Fernow in seiner „Beskrifning öfver Wärmeland", Göteborg 1773, p. 641 aufgeführt, diejenigen in der Orsa Finnmark sind mir von Herrn Dr. E. Fries brieflich mitgeteilt worden.

des Frühlingszuges, wenn die Gänse vielerorts wochenlange Rast halten, werden sie überall im Lande eifrig gejagt. Im südöstlichen Norwegen kommt sie während des Zuges regelmäßig vor, wahrscheinlich auch längs der Küste (Collett), und über Helgoland zieht

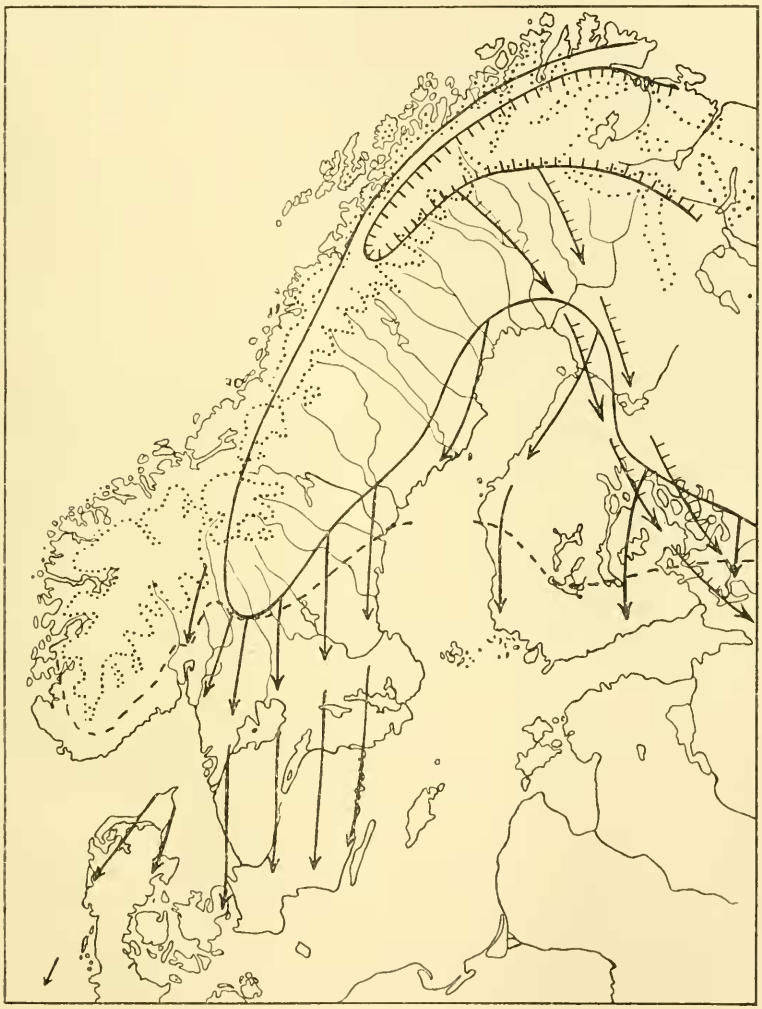

Fig. B.

Die Westgrenze resp. Südgrenze der Brütegebiete und die Zugstraßen von *Anser erythropus* ⁞⁞⁞⁞⁞⁞ und *Anser fabalis* ——. Grenzen der klimatischen Zonen wie in Fig. A.

sie gemein. Wir sehen somit, daß von den beiden nord-skandinavischen Gänsearten die eine, welche zweifelsohne von Nordosten her ins Land hereingekommen ist, auch in östlich von Skandinavien gelegenen Ländern ihre Zugstraßen hat, während die andere, welche wahrscheinlich nicht ein nordöstlicher, sondern ein südlicher Einwanderer ist, auch ihre Zugstraßen in denjenigen Gegenden wählt, die unmittelbar südlich ihres Brütegebietes liegen. Beiden Arten ist ein Zug längs der ehemaligen Einwanderungswege der Art dadurch möglich, daß die Alten zusammen mit den Jungen ziehen und somit die Kenntnis der Wege von Generation zu Generation überliefert werden kann. Dies muß als eine kräftige Stütze für die Ansicht aufgefaßt werden, daß bei den Gänsen die heutigen Zugstraßen wirklich die alten Ausbreitungswege der Art sind. Jedoch möchte ich sogar betreffs dieser Vögel davor warnen, in den Schlüssen allzuweit zu gehen. Palmén's Worte, daß „wir in einem genauen Studium aller Straßen einer Art ein Mittel haben, uns eine Vorstellung über die früheren Stadien ihrer Verbreitung zu bilden, d. h. die Entwicklungsgeschichte der geographischen Verbreitung dieser Art kennen zu lernen", kann nur mit der allergrößten Vorsicht und nur in größter Allgemeinheit angenommen werden. Denn auch für diejenigen Vögel, die mit dem stärksten Konservativismus die alten Gewohnheiten bewahren, können Umstände eintreffen, welche Abänderungen hervorrufen, insbesondere wenn es sich um so kluge Vögel wie die Gänse handelt, die sicherlich imstande sind, ihre Tätigkeit bewußt nach Umständen zu ändern.

Nachdem die Richtigkeit der Palmén-Weismann'schen Hypothese somit für einige Vögel einigermaßen sichergestellt worden ist, dürfte es kaum zu gewagt sein, den Satz mit aller Vorsicht umzugestalten, wodurch wir etwa zu folgender Fassung kämen: Wenn eine Art, von welcher die alten und die jungen Vögel zusammen ziehen, während ihres Zuges einen von der nord-südlichen Richtung auffallend abweichenden Weg einschlägt und dies nicht durch andere Verhältnisse (z. B. eine ähnliche Reihenfolge von geographisch gleichartigen Gegenden) gedeutet werden kann, mag man annehmen, daß der Zug längs der ehemaligen Ausbreitungswege der Art geht. Aus diesem Grunde möchte ich die nordöstliche Herkunft der Lerchenspornammer (*Calcarius lapponicus*) mit größerer Wahrscheinlichkeit annehmen, als sie allein auf Grund der jetzigen Verbreitung der Art hervorgeht.

Wenn somit einige Vögel längs der Ausbreitungswege noch heute ziehen, so bleibt zu untersuchen, ob dies eine allgemeine Eigenschaft derjenigen Arten ist, von denen die Alten und die Jungen beisammen ziehen. Daß diesen Arten ein solcher Zug aus theoretischen Gründen möglich ist, bringt es natürlich nicht auch mit, daß er bei allen auch wahrscheinlich sei. Vielmehr muß man annehmen, daß allen Zugvögeln ein so starkes Gefühl der Himmelsrichtung angeboren ist, daß es ihnen allen möglich ist, wärmere Gegenden für den Winteraufenthalt aufzusuchen, auch ohne die alten Ausbreitungswege zu benutzen. Ob nun eine Vogelart beim Zug sich von ihrem Gefühl der Himmelsrichtung leiten läßt oder ob sie so konservativ ist, daß sie Generation nach Generation den uralten Ausbreitungswegen folgt, das hängt von Umständen ab, welche wir noch gar nicht kennen und vielleicht niemals werden kennen lernen. Theoretisch genommen ist die erstgenannte Möglichkeit wenigstens ebenso wahrscheinlich wie die letztgenannte: auch können beide Möglichkeiten zusammenwirken zu dem Resultat, daß der ursprüngliche Zug längs der Ausbreitungswege sekundär abgekürzt wird. Für die meisten Fälle ist es uns unmöglich, die Sache empirisch näher zu untersuchen, weil die hypothetischen Ausbreitungswege durch dieselben Gegenden gehen dürften wie der heutige Zug, und die Frage muß daher offen gelassen werden. Bei einer anderen Vogelgruppe als den Zugvögeln, nämlich bei den Strichvögeln, finden wir indessen mehrere Beispiele, daß die herbstlichen und winterlichen Wanderungen längs anderer Wege als der alten Ausbreitungswege der Art vor sich gehen. Es mag genügen hier eines zu erwähnen. Die Schneeule (*Athene nyctea*) tritt in unseren Hochgebirgen sehr sporadisch auf, indem sie gewisse Jahre in weiten Gebieten völlig oder nahezu völlig fehlt, andere Jahre dagegen, und zwar in solchen, wo die Lemminge oder Wühlmäuse massenhaft auftreten, sehr häufig ist. Diese zunehmende Häufigkeit kann nun, wie ich früher (1907, p. 118) erörtert habe, nicht auf der Vermehrung eines zuvor an Ort und Stelle vorhandenen Stammes beruhen, sondern es müssen die Tiere von anderen arktischen Gegenden her eingewandert sein. Nach einer solchen Einwanderung sind nun wandernde Schneeulen weit häufiger als sonst im südlichen und mittleren Schweden beobachtet worden, und zwar sind unter ihnen sowohl alte als junge Vögel gefunden.

Auch ein anderer Umstand mahnt uns zur größten Vorsicht in den Schlußfolgerungen. Wenn ein Vogel bestimmte Zugstraßen nicht wählt, ist es natürlich ganz verfehlt, die ehemaligen Ausbreitungs-

wege in irgendeinen Zusammenhang mit dem Zug zu setzen. Nun gibt es ein Anzeichen dafür, daß ein Vogelzug, den wir als einen sehr typischen Zugstraßenzug zu betrachten gewohnt sind, dies in der Tat nicht immer ist. Ich rede hier vom Kranich, dem durch Sundevall's Untersuchungen klassischen Beispiel eines echten Zugstraßenvogels. Am 30. November 1880 sah der Astronom Ricco in Palermo einen Schwarm Kraniche vor der Sonnenscheibe vorbeiziehen, deren Flughöhe er auf etwa 8000 m schätzte. Daß Züge in großen Höhen nicht ganz seltene Ausnahmen sind, geht aus anderen ähnlichen Beobachtungen hervor. Am 29. Oktober 1880 sah Scott große Mengen von verschiedenen Vögeln, durchschnittlich 4—5 in der Minute, im Gesichtsfelde seines großen Teleskops die Mondscheibe in einer Höhe von 1500—3000 m passieren, und am 3. September sah Chapman innerhalb dreier Stunden 262 Vögel vor der Mondscheibe vorbeifliegen in Höhen von 3000—5000 m.[1]) Es ist natürlich ein reiner Zufall, wenn ein solcher Zug beobachtet wird, weshalb die Möglichkeit gar nicht ausgeschlossen ist, daß viele Vogelarten ziemlich oft in großen Höhen ziehen. Aber daß sie sich in so hohem Zuge um die Topographie der Erdoberfläche bekümmern sollten, wird als höchst unwahrscheinlich angesehen werden müssen, besonders wenn Nebel oder Wolken die freie Aussicht hindern. Ähnlich dürften sich die Verhältnisse auch für jene Vögel gestalten, die ihren Flug während der Nacht in großer Höhe ausführen.

* * *

Kehren wir jetzt zur Hauptfrage zurück in der Form, wie sie früher von den Ornithologen gefaßt worden und von mir am Anfang dieser Untersuchung nach ihnen aufgestellt wurde: Sind die Zugstraßen der Vögel die ehemaligen Ausbreitungsstraßen der Arten? Soll sie mit ja oder nein beantwortet werden? Weder das eine noch das andere. Es ist mit dieser Frage in derselben Weise wie mit so vielen anderen ergangen: die Antwort kann nicht in erwarteter Weise gegeben werden, einfach aus dem Grunde, weil die Frage unrichtig formuliert ist. Einige Vögel ziehen höchstwahrscheinlich längs der ehemaligen Ausbreitungswege der Art, andere tun es ganz sicher nicht.

Wenn die Prüfung somit dargetan hat, daß die Palmén-Weis-

1) Diese Angaben sind nach Kobelt: „Die Verbreitung der Tierwelt", Leipzig 1902, zitiert.

MANN'sche Hypothese nur für einzelne Fälle gelten kann, so ist dies doch meines Erachtens ein keineswegs entmutigendes Resultat, wenn es eine Hypothese betrifft, die so ausschließlich auf theoretische Gründe basiert ist. Und vor allem: sie hat als Arbeitshypothese eine Aufgabe erfüllt, indem sie zur Prüfung der betreffenden Verhältnisse eingeladen und damit zur Aufklärung der Frage beigetragen hat.

Literaturverzeichnis.

COOKE, W., An untenable theory of bird migration, in: The Condor, Vol. 7, 1905.

COLLETT, R., Mindre Meddelelser vedrörende Norges Fuglefauna i Aarene 1881—1892, in: Nyt Mag. Naturvid., Vol. 35, Kristiania 1894.

DUNCKER, H., Wanderzug der Vögel, Jena 1905.

EKMAN, SVEN, Die Wirbeltiere der arktischen und subarktischen Hochgebirgszone im nördlichsten Schweden, in: Naturw. Unters. d. Sarekgebirges in Schwed.-Lappland, gel. von Dr. A. HAMBERG, Vol. 4, 1907.

GÄTKE, H., Die Vogelwarte Helgoland, 2. verm. Aufl., Braunschweig 1899—1900.

HARTMAN, C., Strödda bidrag till Skandinaviens Fogelfauna, Stockholm 1859.

KOLTHOFF, G., Zur Herbstwanderung der nordischen Sumpfvögel über die Insel Öland, in: Zool. Studier, Festskrift tillegn. W. LILLJEBORG, Upsala 1896.

—, Ur djurens lif, 2, Stockholm 1901.

KOLTHOFF, G. und L. A. JÄGERSKIÖLD, Nordens Fåglar, Stockholm 1898.

NILSSON, S., Skandinavisk Fauna, 2. Foglarna, Lund 1858.

PALMÉN, J. A., Om Foglarnes Flyttningsvägar, Helsingfors 1874.

—, Über die Zugstrassen der Vögel, Leipzig 1876.

—, Die geographische Verbreitung der Hühner-, Sumpf- und Wasservögel im faunistischen Gebiete Finnlands, in: Journ. Ornithol., Jg. 24, 1876.

Stejneger, L., Do birds migrate along their ancient immigration routes?, in: The Condor, Vol. 7, 1905.

Sundevall, C. J., Svenska Foglarna, Stockholm 1856—1886.

Wallengren, H. D. J., Die Brütezonen der Vögel innerhalb Skandinaviens, in: Naumannia, Vol. 4—6, 1854—1856.

v. Wright, M., Finlands Foglar I, in: Bidrag t. Finlands naturkänn., Hft. 5, Helsingfors 1859.

v. Wright, M. und J. A. Palmén, Finlands Foglar II, in: Bidrag t. känned. af Finlands natur o. Folk., Hft. 22, Helsingfors 1873.